Die Athemöffnungen der Marchantiaceen.

Von dem c. M. **H. Leitgeb.**

(Mit 1 Tafel.)

Ich habe schon im Jahre 1872 bei Gelegenheit der Leipziger Naturforscherversammlung die Mittheilung gemacht, dass die Athemöffnungen der Marchantiaceen sich in ihrer Anlage von den ihnen physiologisch gleichwerthigen Spaltöffnungen höherer Pflanzen ganz wesentlich dadurch unterscheiden, dass die den Porus begrenzenden Randzellen nicht (wie Hofmeister glaubte) Schwesterzellen einer Mutterzelle sind, sondern selbst verschiedenen Segmenten angehören können. Ich wies ferner darauf hin, dass die Anfangsstadien dieser Bildungen vollkommen übereinstimmen mit den ersten Entwicklungsvorgängen der die dorsalen Laubschichten vieler Riccien durchsetzenden Intercellulargänge, und ich betonte ferner die nahe Verwandtschaft dieser beiden scheinbar so verschiedenen Bildungen.

In dem IV. Hefte meiner „Untersuchungen über die Lebermoose“ habe ich nun weiters nachgewiesen, dass unter den Riccieen selbst ein ganz allmäliger Übergang von jenen einfachen Intercellulargängen zu den nach Marchantiaceentypus gebauten Athmungsapparaten stattfindet, so dass z. B. *R. natans* (und theilweise selbst *R. fluitans*) diesbezüglich den Marchantiaceen sogar näher stehen, als der *R. glauca* und Verwandten.

Es sei mir gestattet, betreffs der Entstehung dieser scheinbar so verschiedenen Formen des Athmungsapparates bei nahe verwandten Pflanzen das Wichtigste aus dem dort Mitgetheilten hier anzuführen:

Bei allen Ricciaceen (und Marchantiaceen) zeigen die unmittelbar hinter dem Scheitel liegenden Oberflächenzellen quadratischen[1] Querschnitt, und die Oberflächenansicht der Dorsalseite zeigt daher ein aus quadratischen Maschen gebildetes Netz. An den in der Oberfläche liegenden Ecken jeder dieser Zellen treten nun grübchenförmige Vertiefungen auf, die später als enge, die oberflächliche Zellschichte durchsetzende Canäle erscheinen. Aus dieser Schichte nun geht das ganze von Lufträumen durchsetzte dorsale Thallusgewebe, inclusive der Oherhaut, hervor, und es hängt nur von der Art des Gesammtwachsthumes des betreffenden Laubtheiles ab, ob jene Canäle ihre ursprüngliche Form beibehalten oder sich zu weiten Höhlungen (Luftkammern) erweitern, die dann wieder entweder in ihrer ganzen Weite nach aussen geöffnet bleiben können, oder durch eine gleichmässig mit ihrer Entwicklung fortschreitende Überdachung überspannt werden.

Den einfachsten Fall haben wir bei *Riccia glauca* und Verwandten: Das Wachsthum der jene oberflächliche, von den Luftcanälen durchsetzten Schichte bildenden Zellen erfolgt nur in der auf der Lauboberfläche senkrechten Richtung; jede Zelle wird (und zwar vorzüglich durch intercalare Theilungen) zu einer Zellreihe und dabei werden jene Canäle, ohne ihre Form merklich zu ändern, einfach vertieft. Bei *R. crystallina* erweitern sich die Luftcanäle zu weiten Höhlungen, und in dem Maasse werden aus jenen Zellen nicht einfache Zellreihen, sondern Zellflächen und die Dorsalfläche des Laubes erscheint mit bienenwabenartigen Vertiefungen versehen, deren Scheidewände durch jene Zellflächen gebildet werden. Wenn nun aber in dem Maasse als die Erweiterung der Lufträume fortschreitet, die zu äusserst liegenden Zellen jener (sich bildenden) Kammerwände (unter entsprechenden Theilungen) sehr starkes Breitenwachsthum zeigen, so entsteht eine die Lufträume überspannende einschichtige Decke (Oberhaut), in welcher an der der Mündung des ursprünglichen Canales entsprechenden Stelle entweder eine Öffnung erhalten bleibt, welche dann die Athemöffnung darstellt *(R. natans)*, oder auch diese durch festen Zusammenschluss der Zellen verschlossen wird. (Häufig bei *R. fluitans.*)

[1] Eigentlich trapezförmigen, in Folge des nach dem Vegetationspunkte convergirenden Verlaufes der antiklinen Wandcomplexe.

Das Eigenthümliche der Bildung aller dieser so verschieden ausgebildeten Lufträume besteht also darin, dass sie ausschliesslich durch Verlängerung *(R. glauca)* oder Ausweitung jener primären der Lauboberfläche eingesenkten Grübchen entstehen, dass eine spätere Trennung von Gewebezellen nicht stattfindet, dass also auch die den Luftraum nach aussen abschliessende Decke (Oberhaut) sich nicht secundär vom darunter liegenden Gewebe abhebt, sondern sich schon zugleich mit der Anlage des Luftraumes zu bilden beginnt, und nach Maassgabe seiner Erweiterung in die Breite wächst. Es ist also auch die Athemöffnung keine spätere Bildung, keine in der Oberhaut secundär entstehende Öffnung, sondern sie entspricht dem äussersten Theile jener primären Grübchen, d. h. ist aus diesem hervorgegangen.

So verhalten sich nicht allein *R. natans* und die den eigentlichen Riccien nahe verwandte Gattung *Oxymitra*, ganz die gleiche Entstehung und Ausbildung der Athemhöhlen und ihrer Öffnungen finden wir auch bei den den eigentlichen Marchantiaceen nahe stehenden Gattungen *Corsinia* und *Boschia.*

Unter den Marchantiaceen finden wir eine grosse Zahl von Gattungen welche im Baue ihrer Athemöffnungen vollkommen mit den obengenannten Formen übereinstimmen. Sowie bei diesen, finden wir die Öffnung begrenzt von mehreren concentrischen Kreisen von Randzellen (Schliesszellen!), die sämmtlich in der Fläche der einschichtigen und warzenartig aufgetriebenen Decke (Oberhaut) gelegen sind. Ich nenne als Beispiele *Sauteria, Grimaldia, Reboulia, Fegatella* und *Targionia.* Es genügt hier zu erwähnen, dass bei allen diesen die Entstehung der Luftkammern und der Athemöffnungen durchaus in der oben geschilderten Weise erfolgt, und ich habe nur als Beispiel in Fig. 3 der Tafel ein entsprechendes Präparat von *Fegatella conica* abgebildet.

Bei *Marchantia* und *Preissia* ist der Bau der Öffnungen aber ein anderer. Die Öffnung führt nicht unmittelbar in die Luftkammer, sondern setzt sich in einen aus mehreren Stockwerken ringförmig angeordneter Zellen bestehenden, frei in die Kammer hineinragenden Canal fort. [1] Im Allgemeinen denselben Bau

---

[1] Ich gehe hier auf den Bau der Athemöffnungen nicht weiter ein. Sie wurden vor kurzem auch von A. Voigt (Bot. Zeitung 1879, Nr. 46).

besitzen auch die Athemöffnungen an den Fruchtköpfen sämmtlicher (auch der sonst mit einfachen Poren versehenen) Marchantiaceen.[1]

Wie entstehen nun diese Bildungen?

Am Fruchtkopfe von *Preissia, Grimmaldia, Reboulia* und *Fegatella* entstehen die Athemöffnungen ganz in der oben geschilderten Weise (Fig. 8): Es bilden sich grübchenförmige Vertiefungen, welche sich rasch zu einem Canale verlängern. Auch darin herrscht noch Übereinstimmung, dass nun das innere Ende dieses Canales sich zu einer kleinen Höhle erweitert. Während dies geschieht, schliesst sich aber das äussere Ende des Canales durch innigen Zusammenschluss der Zellen. Anfangs berühren sich dieselben in Folge ihrer starken Convexität nur wenig, sehr bald aber werden die Berührungsflächen immer grösser, und die Zellen treten bald zapfenförmig nach innen, später auch nach aussen, über die Fläche der sich bildenden Decke hervor. Es ist gar kein Zweifel, dass diese Vorgänge bedingt sind durch das eigenthümliche Wachsthum des Fruchtkopfes: Bei allen Marchantiaceen ausnahmslos entsteht derselbe in Form einer halbkugeligen Scheibe, an deren Rande (aber noch etwas über demselben), die ersten Archegone auftreten. Das Breitenwachsthum der Scheibe geschieht nicht nur in höchst geringem Maasse durch Randwachsthum derselben, sondern ist in der Fläche der Scheibe am grössten. Auf Längsdurchschnitten durch junge Fruchtköpfe verlaufen die Zellreihen in Form von orthogonalen Trajectorien. Indem nun die Verlängerung der den trajectorischen Curven entsprechenden Zellreihen nicht gleichen Schritt hält mit der

---

und 47) beschrieben. Voigt nennt den in der Mitte meist erweiterten Canal „Vorhof", unterscheidet daher Athemporen mit und ohne Vorhofbildung. Ich halte diesen Ausdruck für nicht ganz passend, da die äussere Mündung des Vorhofes der einfachen Athemöffnung entspricht, also der nach innen liegende Theil (eigentlich ein „Hinterhof") neu hinzugekommen ist. Limpricht (Kryptogamenflora von Schlesien, pag. 337) nennt die einfachen Athemöffnungen „oberflächliche", die mit Vorhof versehenen „vertieft". Ich werde zwischen einfachen Athemöffnungen und canalartigen unterscheiden.

[1] Auch an Antheridienscheiben kommt diese Form öfters dort vor, wo am Laube einfache Athemöffnungen vorhanden sind, z. B. bei *Fegatella*.

wiederholten Spaltung der letzteren, das Flächenwachsthum der Scheibenoberfläche daher weit überwiegt gegenüber der Verlängerung der Axe des Fruchtkopfes, werden die ursprünglich am Rande der Scheibe gelegenen Punkte immer weiter an die Unterseite der Scheibe gerückt und von hier aus der Scheibenaxe genähert.[1] Dieses Überwiegen des Flächenwachsthums der Scheibenoberfläche wird aber nothwendiger Weise eine gegenseitige Pressung der Zellen in tangentialer Richtung bedingen, und dieser tangentiale Druck ist es, wie ich glaube, der vorerst zu einer Verschliessung der Athemcanäle führt, welche erst wieder geöffnet werden können, wenn später in Folge der Längsstreckung (in der Richtung der trajectorischen Curven) derselbe wieder geringer wird. Dieser Seitendruck findet auch seinen Ausdruck in der Form der Athemhöhlen, welche nicht, wie am Laube, in der zur Oberfläche parallelen Richtung, sondern in der darauf senkrechten gestreckt sind (Fig. 8).

In Folge dieses Druckes werden nun auch die späteren den Athmungscanal bildenden Zellen nicht mehr jenes Wachsthum einhalten können, wie die ihnen morphologisch durchaus entsprechenden am Laube, d. h. sie werden nicht in Richtung der Laub (hier Scheiben-) Oberfläche, sondern in der darauf senkrechten wachsen, respective sich ausdehnen und die diesem Wachsthume entsprechenden Zelltheilungen werden nicht zur Bildung von concentrischen in der Oberfläche der Decke liegenden Zellringen führen, sondern es werden die letzteren über einander gestellt, zu einem senkrecht auf der Oberfläche verlaufenden Canal sich gruppiren müssen.

Es sind also, wie ich glaube, wesentlich mechanische Gründe, dass sich an den Fruchtköpfen immer canalförmige Athemöffnungen bilden, auch bei solchen Gattungen, wo am Laube einfache vorkommen. Es spricht dafür vielleicht auch der Umstand, dass dort, wo in den Antheridienscheiben in Folge ihres Wachsthumes wie ihrer Lage ganz ein ähnlicher Seitendruck wirksam werden muss, wie bei *Fegatella*, auch die Athemöffnungen in Form von Canälen erscheinen.

---

[1] Dadurch gelangen auch die Archegone auf die Unterseite der Scheibe.

Ich habe schon oben erwähnt, dass am Laube nur die Gattungen *Preissia* und *Marchantia* canalförmige Athemöffnungen besitzen. Entstehen diese nun in gleicher Weise, wie die ähnlichen Bildungen an den Fruchtköpfen oder nicht?

Für *Preissia* konnte ich einige Male die gleiche Art der Bildung mit aller Sicherheit nachweisen. Die Fig. 14, *a* zeigt ein Stück der Oberfläche eines Seitenlappens sehr nahe dem Scheitel. Während die älteren Athemöffnungen geschlossen waren, waren die jüngsten 2, 3, wie auch der Längsschnitt zeigte (Fig. 14, *b*), geöffnet und gerade dieser zeigt auf das Überzeugendste (durch Vergleichung der auf einander folgenden Altersstadien), wie der endliche Verschluss der primären Öffnungen zu Stande kommt. Ich will aber gleich erwähnen, dass es mir bei vielen anderen Scheitelpräparaten durchaus nicht gelang, primäre Öffnungen nachzuweisen, sondern es schien immer ein kleiner Intercellularraum (Athemhöhle) zuerst aufzutreten. Auch bei *Marchantia* habe ich noch kein Scheitelpräparat gesehen, welches mir Bilder ähnlich dem eben besprochenen gegeben hätte. (Vergl. Fig. 6.)

Hält man sich also nur an die directe Beobachtung, so kommt man zu dem Ausspruche, dass bei *Marchantia* und meist auch bei *Preissia* der zur späteren Athemhöhle werdende Intercellularraum primär angelegt werde, und dass die Entstehung der Athemöffnung ein späterer Vorgang sei. Dass aber eine gewisse Beziehung zwischen den beiden Formen der Athemhöhlenbildung stattfindet, dafür sprechen die Beobachtungen der Entwicklung derselben an den Fruchtköpfen, und die oben erwähnten gelegenheitlichen Beobachtungen am Laube von *Preissia*. Übereinstimmung zwischen beiden Bildungen in Bezug auf ihr späteres Verhalten besteht aber weiters in so weit, als auch bei *Preissia* und *Marchantia* die oft so ungemein weiten Luftkammern ausschliesslich durch Vergrösserung jener primären anfangs kaum bemerkbaren Intercellularräume entstehen, dass eine Trennung früher fest gefügter Zellen oder, wie man zu sagen beliebt, ein Abheben der Oberhaut in keinem Falle stattfindet.

Ich habe bis jetzt der Art der Entstehung jener primären Grübchen nicht Erwähnung gethan. Wir könnten sie durch Spaltung der Membran, d. h. durch Trennung der Zellen erklären, und es würde dann die Bildung des mit einfachen Öffnungen ver-

sehenen Athmungsapparates als Folge einer von aussen nach innen fortschreitenden Membranspaltung zu betrachten sein, wo also die Bildung der Öffnung der primäre, die der Athemhöhle (Luftkammer) der secundäre Vorgang wäre. Am Laube von *Marchantia* (und *Preissia*) würde aber zuerst die Athemhöhle und zwar wieder durch Trennung der Zellen (Membranspaltung) erfolgen, und später erst würde der Athmungscanal — und wie die Beobachtung lehrt — von innen nach aussen fortschreitend gebildet werden. Für die Öffnungen an den Fruchtköpfen müsste man selbstverständlich annehmen, dass hier ebenfalls die Spaltung von aussen nach innen fortschreite, dass die Spalte aber später durch Aneinanderschliessen der Zellen wieder verschwinde, um erst weit später wieder geöffnet zu werden.

Ich glaube aber, dass eine andere Erklärung viel plausibler ist, weil sie geeignet ist, die Vorgänge von einem Gesichtspunkte aus zu betrachten, und sie mit anderen scheinbar ganz verschiedenen Bildungen in Übereinstimmung zu bringen.

Ich habe im IV. Hefte meiner Lebermoosuntersuchungen die Ansicht aufgestellt, und zu begründen versucht, dass jene primären Grübchen nicht durch Membranspaltung sich bilden, sondern in Folge des peripherischen Dickenwachsthums entstehen. Der tiefste Punkt des Grübchens entspricht somit nicht einem ursprünglich innerhalb der Membran einer Seitenwand, also innerhalb der Oberfläche gelegenen Punkt, sondern war ursprünglich in der Aussenfläche gelegen und die das Grübchen umgebenden Wandstücke sind daher Theile der ursprünglichen Aussenwände, respective aus ihnen hervorgegangen. Indem der gleiche Wachsthumsvorgang (der eigentlich ja nur ein gesteigertes Flächenwachsthum der ursprünglichen freien Aussenwände ist) noch weiter eingehalten wird, wird das Grübchen vertieft. Da nun die späteren Luftkammern ausschliesslich durch Flächenwachsthum der die Grübchen begrenzenden Wandstücke entstehen, so folgt daraus, dass sie eigentlich als Einsenkungen der Oberfläche zu betrachten sind, die dadurch gebildet werden, dass bestimmte Punkte der Oberfläche durch rascheres Wachsthum benachbarter Partien überwachsen werden. Es trifft hier bestimmte Punkte der Oberfläche ganz dasselbe Schicksal, wie die anfangs sogar über die Oberfläche hervorragenden Mutterzellen der Geschlechts-

organe, welche ja ebenfalls durch Überwachsen ins Gewebe versenkt werden. Die Höhlungen, in welchen die Antheridien oder Archegone (z. B. bei *Riccia*) liegen, entsprechen in ihrer Bildung vollkommen den Lufthöhlen, und da beide gleichzeitig angelegt werden, müssen sie auch in gleiche Tiefe ins Gewebe hineinreichen, mit anderen Worten, der Insertionspunkt der Geschlechtsorgane liegt in gleicher Tiefe mit der inneren Begrenzung der Lufträume, und wo die Organe zu Ständen zusammentreten, erstrecken sich dieselben durch die ganze Tiefe der Luftkammerschichte.[1]

Diese Deutung übertrage ich natürlich auch auf die Marchantiaceen, sie bezieht sich aber selbstverständlich nicht bloss auf die Bildung der mit einfachen Öffnungen versehenen Athmungsapparate, sie gilt ebenso für alle jene mit Athemcanälen versehenen, wo, wie bei den an den Fruchtköpfen befindlichen, die primären Grübchen zweifellos vorhanden sind, deren Ausführungsgang aber dann für einige Zeit verschlossen wird. Sie kann auch für *Preissia* Geltung haben, wenigstens für jene Fälle, wo, wie oben erwähnt (vergl. Fig. 14, *b*) eine primäre Entstehung der Grübchen direct zu beobachten ist. Aber auch auf jene Fälle, wo, wie bei *Marchantia* (und *Preissia*) der Intercellularraum scheinbar früher entsteht, lässt sich diese Deutung übertragen. Ich glaube nämlich, dass bei diesen Gattungen das peripherische Dickenwachsthum ganz in gleicher Weise stattfindet, dass also auch hier Punkte der Oberfläche überwallt werden, dass der tiefste Punkt des zuerst sichtbar werdenden Intercellularraumes also ursprünglich oberflächlich gelegen war. Ein Unterschied würde also nur darin bestehen, dass es zu keiner Bildung eines Grübchens kommt, indem vom Anfange an die zu Seitenwänden werdenden Theile der Aussenwände fest an einander gedrückt werden, ein Vorgang, der an den Fruchtköpfen ja in der That später auftritt. Dass man dies optisch nicht nachweisen kann, kann keinen Grund dagegen abgeben, denn auch an den Fruchtköpfen erscheint der Wanddurchschnitt (nach Schliessung der Spalte) als einfache Membran. Ich will ferners erwähnen, dass bei *Riccia fluitans* ursprünglich alle Luftkammern nach aussen geöffnet sind, aber

[1] Vergl. weiter Heft IV.

später häufig dauernd verschlossen werden, und dass es meist erst bei Berücksichtigung der charakteristischen Zellgruppirung möglich ist, die Stellen der früher vorhandenen Öffnungen aufzufinden.[1] Es stossen an diesen Stellen meist vier Zellen zusammen, doch so, dass die sich kreuzenden (den Seitenwänden entsprechenden) Linien gebrochen erscheinen (vergl. Fig. 15). Es schliessen also eigentlich nur zwei Zellen die frühere Öffnung, und da kann man dann allerdings eine schwache Verdickung der scheinbar gemeinschaftlichen Wand beobachten. Dies fand ich öfters auch bei *Marchantia*, wobei diese Stelle weniger durch die grössere Wanddicke, als durch ein eigenthümliches optisches Verhalten vor den übrigen Wänden hervortritt.

Es ist vielleicht hier der Ort, der Vorgänge bei Bildung der Athmungsorgane von *Lunularia vulgaris* zu gedenken.

Die Gattung verbindet nämlich gewissermassen beide Typen von Athmungsapparaten mit einander und die betreffenden Entwicklungsvorgänge dürften auch geeignet sein, meine oben gegebene Auffassung zu unterstützen.

Lunularia gehört bezüglich des Baues der fertigen Athemöffnung dem bei weitem häufigeren Typus an, den ich als den der einfachen Öffnung („einfache Athemöffnung") bezeichnet habe. Man sollte nun glauben, dass, so wie bei allen übrigen hierhergehörigen Formen, hier in gleicher Weise die Öffnung primär gebildet werde und auch immerfort erhalten bliebe. Letzteres ist jedoch nicht der Fall, diesbezüglich folgt *Lunularia* dem *Marchantia*-Typus. In einiger Entfernung von dem Scheitel sind die Öffnungen ausnahmslos verschlossen und die Oberflächenansicht (Fig. 15) entspricht auch durchaus der bei *Marchantia* (Fig. 5). Auch darin besteht Übereinstimmung mit dieser Gattung, dass an der Stelle der künftigen Öffnung nur vier Zellen (seltener drei oder fünf) zusammenstossen, während bei den übrigen mit einfachen Öffnungen versehenen Gattungen die Zahl wohl immer höher ist. Auf Durchschnitten durch Jugendstadien erhält man Bilder, die ganz denen bei *Marchantia* entsprechen (vergl. die Fig. 7, 10, 11 mit Fig. 6 und 13) und doch kommt es nicht zur Bildung von Athemcanälen. Der Grund liegt darin, dass die

---

[1] Vergl.: Untersuchungen ... Heft IV, pag. 11 und 19.

Bildung der Öffnung hier früher erfolgt, als bei *Marchantia*. Bei letzterer Gattung erfolgen die Theilungen, welche zur Bildung des Canales (der „Athemröhre") führen, zum grossen Theile vor dem Auseinanderweichen der Zellen (Fig. 13), die charakteristische Gruppirung der Zellen ist daher im Wesentlichen schon vor der Öffnung des Canales vorhanden oder wenigstens eingeleitet. Anders bei *Lunularia:* Hier finden die ersten Theilungen statt, während das Auseinanderweichen der Zellen beginnt (Fig. 11, 12), die Theilungen[1] sind nicht mehr in dem Masse durch den gegenseitigen Seitendruck der Zellen beeinflusst, und es kann somit noch die primäre[2] Form der Athemöffnungen sich ausbilden.

Betreffs der primären Anlage des Athmungsapparates scheint sich *Lunularia* ähnlich wie *Preissia* zu verhalten. Ich konnte nämlich mehrere Male mit aller Sicherheit die ursprüngliche Öffnung der Spalte nachweisen (Fig. 16), andere Male allerdings schien die Bildung mit dem Auftreten des Intercellularraumes zu beginnen (Fig. 10).

Ich habe schon eingangs erwähnt, dass je zwei benachbarte primäre Grübchen, respective die kleinen Intercellularräume ursprünglich nur durch eine Zelle von einander getrennt sind (vergl. Fig. 1, 2, 3, 4, 9, 14, 17). Aus den inneren Theilen dieser Zellen gehen die Kammerwände hervor (Fig. 17), aus den äusseren Theilen bildet sich die ganze Decke der Luftkammern, also die ganze Oberhaut. Will man nun die primären Grübchen etwa als „Urspalte" und die angrenzenden Zellen als „Urschliess-

---

[1] Es ist dabei wohl selbstverständlich, dass die Theilungen erst der Ausdruck bestimmter, ihnen vorausgehender Wachsthumsvorgänge der Zellen sind, und nicht etwa das treibende primäre Moment darstellen. Ich habe die Zelltheilungen auch immer so aufgefasst, und mich in meinen Schriften oft genug in diesem Sinne ausgesprochen. Es bilden aber die Theilungen den sichtbaren Ausdruck früher eingetretener Wachsthumsvorgänge, die häufig ohne jene noch gar nicht bemerkbar wären, und desshalb halte ich es wohl für gerechtfertigt, gerade diese vorwiegend zu betonen, und den Betrachtungen über Wachsthum zu Grunde zu legen.

[2] Da wohl nicht der geringste Zweifel herrschen kann, dass die canalförmigen Athemöffnungen aus den einfachen genetisch hervorgegangen sind.

zellen bezeichnen,[1] so muss man selbstverständlich die ganze Oberhaut als das Product der „Urschliesszellen“ betrachten. Wenn bei *Marchantia*, *Preissia*, *Lunularia* (wie *Lunularia* verhält sich wahrscheinlich auch *Plagiochasma*) die Stelle der künftigen Öffnung verhältnissmässig lange noch von nur vier Zellen umgeben erscheint (Fig. 5, 9, 14, 15), die ganz die Gruppirung der „Urschliesszellen“ zeigen, so hat dies einfach darin seinen Grund, dass überhaupt Radialtheilungen sehr spät oder gar nicht eintreten, vorzüglich aber in dem Verlaufe der ersten in den primären Oberhautzellen vor sich gehenden Theilungen.

Es ist nämlich eine merkwürdige, einer Erklärung meinerseits noch unzugängliche Thatsache, dass überall dort, wo die primären Grübchen dauernd geöffnet bleiben, die ersten in der zur Oberhaut werdenden Zellenlage vor sich gehenden Theilungen in der Richtung der Diagonalen, und somit zwischen zwei diagonal liegenden primären Grübchen verlaufen (Fig. 1, 3 *b*, 4), während dort, wo diese gar nicht gebildet, respective sehr bald wieder geschlossen werden, die ersten Theilungswände den Seiten senkrecht aufgesetzt sind (Fig. 2, 9, 14). So kommt es, dass *Lunularia* diesbezüglich mit *Marchantia* übereinstimmt (Fig. 15), obwohl die Form der entwickelten Öffnungen auf die Gattungen mit einfachen Poren hinweist. Dass dem ein tieferes Moment zu Grunde liegt, ist zweifellos, denn wir finden dieselbe Thatsache auch bei den Riccien bestätigt. *R. natans*, *Oxymitra*, *Corsinia*, *Boschia*, die einfache Athemöffnungen zeigen, haben auch die Grübchen constant geöffnet und die ersten Theilungen in den quadratischen Oberflächenzellen sind Diagonaltheilungen;[2] *R. fluitans* aber, wo die Grübchen wieder ganz verschlossen werden, oder wenigstens die Öffnungen nie bedeutend weiter werden, verhält sich wie *Marchantia*; der Porus oder die Stelle, wo er früher vorhanden, ist dauernd von nur vier Zellen begrenzt.[3] Da die Grübchen vor den Diagonaltheilungen vorhanden sind, so

---

[1] Vergl. Voigt, l. c. pag. 751.

[2] Man vergl. „Untersuchungen....“ Heft IV, Taf. II, Fig. 13, 14; Taf. III, Fig. 11—13; Taf. V, Fig. 2—5; Taf. VI, Fig. 1, 2.

[3] Untersuchungen.... Taf. I, Fig. 11. Übrigens kommen ja hier, wie auch bei den anderen Gattungen Ausnahmen vor, die aber wohl unberücksichtigt bleiben können.

können sie nicht durch diese bedingt sein, wohl aber ist es möglich, dass eben der diagonale Verlauf der Wände eine Schliessung der Grübchen erschweren kann. Anderseits kann wohl auch der Umstand in Betracht gezogen werden, dass in dem Falle, als ein Grübchen nicht vorhanden ist, die Diagonalwand sich in der Kante der Zelle ansetzen müsste (was, wie es scheint, bei allen Theilungen vermieden wird), während dort, wo der Canal gebildet ist, die Diagonalwand je eine Fläche zum Ansatze trifft. Ich muss mich hier mit diesen Bemerkungen begnügen, will aber gerne zugeben, dass sich mechanische Gründe werden ausfindig machen lassen, welche geeignet sind, diesen abweichenden, aber gewiss mit der Porenbildung irgendwie im Zusammenhange stehenden Verlauf jener Theilungswände zu erklären.

Ausfüllung der Luftkammern. Unter den Ricciaceen wie den Marchantiaceen gibt es einige Gattungen, bei denen die Luftkammern von keinem Gewebe erfüllt sind, und wo dann eigentlich nur die basalen und Seitenwände als wesentlich chlorophyllführendes Gewebe vorhanden sind. So finden wir es bei *R. fluitans*, *Oxymitra*, *Corsinia* ebenso bei *Sauteria* und *Cyathodium*. Schon bei *Corsinia* und *Sauteria* finden wir aber öfters ebenso aus den basalen als aus den Seitenwänden einzelne Zellen in den Luftraum vorspringend, seltener findet man diese zu zwei- bis dreigliederigen Zellreihen verlängert. In anderen Fällen, und dies sind ja die häufigsten, und am meisten beschriebenen, ist der Luftraum mehr weniger erfüllt von gegliederten Zellreihen, die von der basalen inneren Wand der Luftkammer, öfters auch von den Seitenwänden (aber manchmal selbst von der Decke) entspringen, und theils unverästelt, theils verzweigt, gegen die Decke der Luftkammer verlaufen. Hieher z. B. *Boschia*, *Marchantia*, *Preissia*, *Lunularia*, *Fegatella*. Je dichter diese Zellreihen stehen, je vollkommener die Ausfüllung der Kammer durch dieselben ist, desto weniger werden die Scheidewände hervortreten; ebenso in Oberflächenansicht, wo dann die sogenannte Areolation undeutlich wird, als auch an Durchschnitten durch das Laub. Es würde mich zu weit führen, hier auf die diesbezüglichen Modificationen näher einzugehen; es sind da nicht bloss nach den Gattungen und selbst Arten nicht unbedeutende Unterschiede vorhanden, es finden sich solche auch innerhalb einer Art, wie z. B.

schmächtige Culturtriebe gegenüber anderen an trockenen Standorten gewachsenen häufig nicht unbedeutende Unterschiede zeigen.

Es findet sich aber noch eine dritte Form, als deren Repräsentanten ich *Reboulia* bezeichnen will. Hier scheint es, als ob überhaupt eine Beziehung von Luftkammern zu den Athemöffnnngen gar nicht bestände. Das ganze unter der Oberhaut liegende Gewebe erscheint als ein völlig regelloses, von grösseren und kleineren unter sich communicirenden Lufthöhlen durchsetztes Kammerwerk. Wohl erkennt man auch in Oberflächenansicht eine Areolation, aber die Areolen, welche den darunter liegenden Lufthöhlen entsprechen, sind weit zahlreicher als die vorhandenen Athemöffnungen, eine Thatsache, die auch schon Nees v. Es. beobachtet hatte. Da scheint es nun denn in der That, dass wenigstens ein Theil der Lufthöhlen schizogener Entstehung sei. Und doch ist dies, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, nicht der Fall. Der Unterschied liegt nur darin, dass aus den Wänden der sich bildenden Luftkammern und zwar auch aus der werdenden Decke eine Reihe neben einander liegender Zellen unter sich zusammenhängend in den Luftraum hineinwachsen, der so durch schmälere oder breitere sehr unregelmässige Balken in unvollkommene Fächer getheilt wird. An jüngeren Laubtheilen ist es häufig auch gar nicht schwierig, die eigentlichen Kammerwände zu erkennen. Die die Zahl der Athemöffnungen so weit übersteigende Anzahl der Areolen, wie sie die Dorsalfläche zeigt, rührt einfach daher, dass auch aus der Oberhaut Zellplatten in den Luftraum hineinwachsen, und ich habe mich oft genug überzeugt, dass dieselben unvollkommene Scheidewände sind.

Es ist wahrscheinlich, dass es sich auch bei den anderen, diesbezüglich ähnlich verhaltenden Gattungen nicht anders verhält. Den extremsten Fall zeigen wohl einige *Plagiochasma*-Arten. Hier sind die Lufthöhlen so klein und so zahlreich, dass man sich kaum der Anschauung entschlagen kann, dass hier denn doch wenigstens ein Theil derselben schizogener Entstehung sei. Aber ich möchte auch hier eher einen dem früher erörterten ähnlichen Vorgang vermuthen. Um dies zu entscheiden, müsste man aber frisches Material zur Hand haben; an trockenem lässt sich dies kaum beantworten.

Der bei *Reboulia* geschilderte Vorgang hat auch unter den Riccieen sein Analogon. Bei *R. natans* stehen die Luftkammern in mehreren Etagen übereinander. Die unmittelbar unter der Oberhaut liegenden sind sämmtlich mit Athemöffnungen versehen; die tiefer liegenden aber scheinen vollkommen abgeschlossen. Ich zeigte nun seinerzeit, dass auch diese durch sehr kleine Poren mit den höheren in Verbindung stehen. Die Entwicklungsgeschichte zeigte weiters, dass eine Reihe über einander stehender Lufthöhlen einer ursprünglichen Luftkammer entsprechen, welche durch in verschiedenen Höhen ringsum von den Seitenwänden herauswachsenden Scheidewände, welche sich bis auf einen kleinen Porus schliessen, in eine Reihe über einander gestellter Kammern zerlegt werden.[1]

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Schematische Darstellung der dorsalen Scheitelfläche für eine Gattung mit einfachen Athemöffnungen. Die Stellen, wo diese angelegt werden, sind mit Kreisen bezeichnet.

„ 2. Schematische Darstellung der dorsalen Scheitelfläche für eine Gattung mit canalförmigen Athemöffnungen. Die Stellen, wo diese angelegt werden, sind mit Punkten bezeichnet.

„ 3 (540) Scheitel von *Fegatella conica.*
a) Im verticalen und median geführten Längsschnitte;
b) dasselbe Stück der Scheitelfläche in Oberflächenansicht.
Die sich entsprechenden jungen Athemöffnungen sind gleich bezeichnet.

„ 4 (540). Ein junger (zwischen zwei Vegetationspunkten *v* gelegener) Mittellappen von *Reboulia hemisphaerica* in Ansicht auf die Dorsalfläche mit zahlreichen jungen Athemöffnungen. (Vergl. Fig. 1.)

„ 5 (540). *Marchantia polymorpha.* Dorsale Oberfläche eines Seitenlappens nahe der Scheitelfläche (genommen von einem Keim-

[1] Vergl. Untersuchungen.... Heft IV, pag. 25 et seq. — Auch bei anderen Formen wie *R. fluitans, Corsinia, Sauteria, Targionia* (unmittelbar hinter der Frucht) zeigen Querschnitte häufig mehrere Etagen von Luftkammern. Meist hat dies aber in den ungemein schiefen Verlauf der Kammerwände seinen Grund, öfters in dem Auftreten secundärer Lufthöhlen. (Vergl. über diese, Heft IV, pag. 12.)

pflänzchen) mit der Anlage von 3 (sichtbaren) Athemöffnungen (*p*). (Die schraffirten Zellenzüge entsprechen zugleich den Kammerwänden der Lufträume, die also schon sehr gross sind.)

Fig. 6 (540. Verticaler Längsschnitt durch den Scheitel eines Adventivsprosses von *Marchantia polymorpha.*

„ 7. Jugendstadium einer Athemöffnung im Durchschnitte, von *Lunularia vulgaris.*

„ 8 (350). Junger Fruchtkopf von *Preissia commutata* im verticalen Längsschnitt. (Es ist auch ein noch über dem Seitenrande stehendes Archegon (*A*) sichtbar.

„ 9 (540). Dorsalfläche des Mittellappens von *Marchantia polymorpha.* (Die Stellen, welche sicher als solche späterer Athemöffnungen erkannt werden konnten, wurden durch Punkte bezeichnet. Gewiss waren an dem gezeichneten Stücke noch andere angelegt.) (Vergl. Fig. 2.)

„ 10 (540). Ein sehr junger Thallustheil von *Lunularia vulgaris* im Durchschnitte mit drei jungen Athemhöhlen.

„ 11 (350). Eine etwas ältere Athemhöhle von derselben Pflanze in gleicher Ansicht.

„ 12 (800). Noch späteres Stadium; beginnende Bildung der Athemöffnung.

„ 13 (350). Ein ähnliches Präparat von *Marchantia polymorpha.*

„ 14 (540). Oberfläche eines Seitenlappens von *Preissia commutata.*

a) Präparat und Ansicht entsprechen der Fig. 5. Bei der Athemöffnung *p* ist die Umgrenzung der Athemhöhle durch einen punktirten Kreis angedeutet.

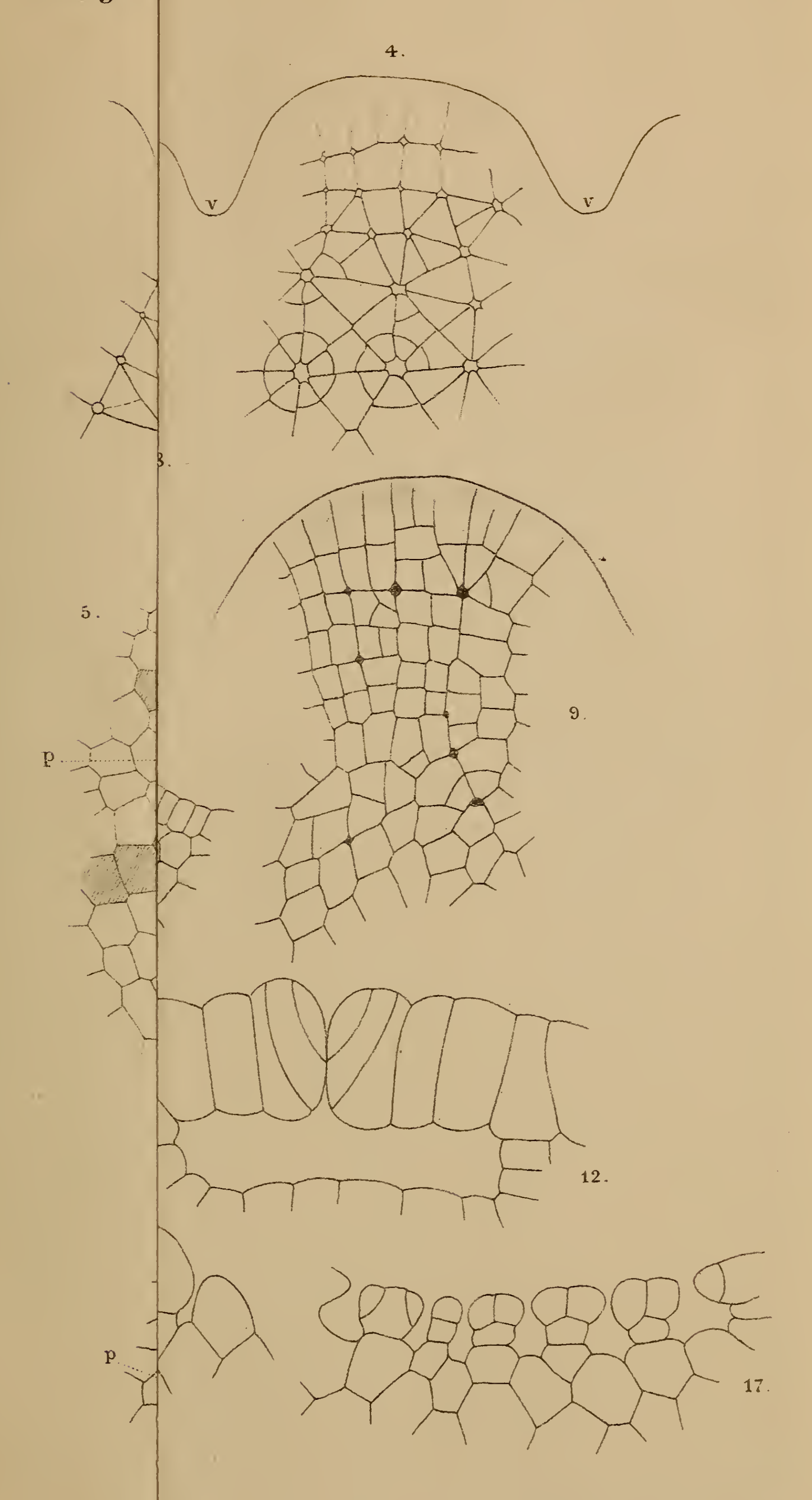
b) (800) Die Athemöffnungen 2, 3, 4 im Durchschnitt.

„ 15 (540). Object und Ansicht ähnlich der früheren Figur. Von *Lunularia vulgaris.*

„ 16 (800). Junge Athemöffnungen von *Lunularia vulgaris.* (Das Präparat entsprach etwa den in der Fig. 3, *a* und *b* abgebildeten.)

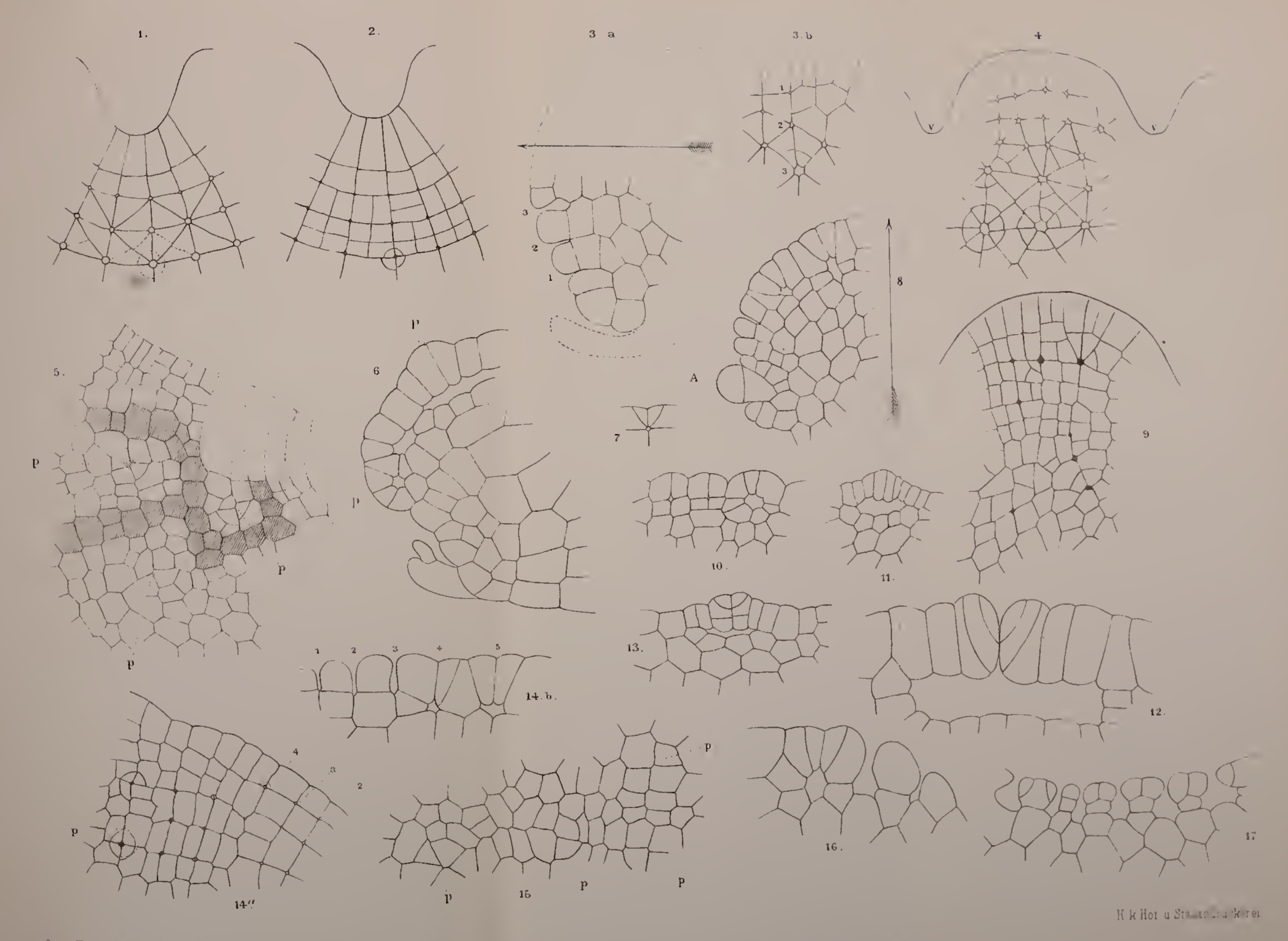
„ 17 (350). Querschnitt durch die Basis eines jungen Mittellappens von *Fegatella conica* mit zahlreichen Athemöffnungen.

Leitgeb



Gez.v.Verf.

K.k.Hof-u.Staatsdruckerei.



Gez. v. Verf. lith. v. Dr. J. Heitzmann.

K. k. Hof- u. Staatsdruckerei